

ARTIGO / ARTÍCULO / ARTICLE

El Síndrome de Despoblamiento de las Colonias, las apimiasis y la teoría de las abejas poseídas.

M.D. Tolsá Sanz & A. Ballesta Remy

Dep. d'Hortofruticultura, Botànica i Jardineria - Escola Tècnica Superior d'Enginyeria Agrària - Universitat de Lleida (UdL).
Av. Alcalde Rovira Roure, 191. E-25198 Lleida (ESPAÑA). e-mail: proyectoapiflora@gmail.com

Resumen: En este artículo se efectúa una revisión de las apimiasis y se analiza su posible relación con el Síndrome de Despoblamiento de las Colonias. En particular, se analiza la teoría que relaciona los cambios comportamentales de *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Apidae) con la parasitación por *Apocephalus borealis* (Brues, 1924) (Diptera: Phoridae). Partiendo de los datos hallados se postulan nuevas teorías y se abre una nueva vía de investigación con el fin de controlar las apimiasis, las cuales no son consideradas como causa directa del Síndrome de Despoblamiento de las Colonias, pero pueden agravarlo y parecen estar implicadas en la propagación de agentes patógenos que han sido relacionados de forma directa con el mismo.

Palabras clave: Hymenoptera, Apidae, Apimiasis, Síndrome de Despoblamiento de Colonias, *Apis mellifera*, *Apocephalus borealis*.

Abstract: **The Colony Collapse Disorder, the apimiasis and the possessed bees theory.** In this article a review of the apimiasis is presented and their possible relationship with the Colony Collapse Disorder is analyzed. Particularly, we analyze the theory that relates the behavioral changes of *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Apidae) with the parasitization by *Apocephalus borealis* (Brues, 1924) (Diptera: Phoridae). Based on the data found new theories are postulated and a new way of investigation is opened in order to control apimiasis, which are not considered as direct cause of the Colony Collapse Disorder, but may aggravate it and seem be involved in the propagation of pathogen agents that have been directly related to it.

Key words: Hymenoptera, Apidae, Apimiasis, Colony Collapse Disorder, *Apis mellifera*, *Apocephalus borealis*.

Recibido: 22 de noviembre de 2016

Publicado on-line: 6 de febrero de 2017

Aceptado: 30 de noviembre de 2016

Introducción

La demanda de alimentos ha crecido, a nivel mundial, de forma paralela al incremento del nivel de vida de la población. Todo ello ha conducido a la necesidad apremiante de producir más alimentos mediante el estudio y selección de especies animales y vegetales capaces de producir con la calidad y en la cantidad demandada, logros que en los últimos años, en el sector hortofrutícola, se están viendo altamente comprometidos por la desaparición masiva de insectos polinizadores, en particular abejas y abejorros. De ahí que el llamado Síndrome de Despoblamiento de las Colonias se considere una amenaza para la cadena de producción de alimentos y, por tanto, para las personas. Éste es el motivo por el que el estudio de sus causas y la propuesta de medidas de prevención han pasado a ser considerados de interés mundial.

El término Síndrome de Despoblamiento de las Colonias (*Colony Collapse Disorder* o CCD en terminología inglesa) fue usado por primera vez en América del Norte, a finales de 2006, para referirse a la pérdida brusca de la población de abejas obreras de la especie *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Apidae) sin causas justificadas. Este síndrome se ha detectado en América, Europa, Oriente Medio y Japón, y se caracteriza por el rápido descenso de la población de abejas adultas, sin que dentro o en los alrededores de la colmena se detecten abejas muertas, dejando a la reina y abundante cría y alimento en los panales. Sin las abejas adultas, las colonias finalmente colapsan y mueren porque no

hay nadie para proporcionar alimentos y mantener la colmena (Oldroyd, 2007; Blanchard *et al.*, 2008; Di Prisco *et al.*, 2011; Core *et al.*, 2012.; Farooqui, 2013; Henry *et al.*, 2012.; Nazzi *et al.*, 2012).

Es el hecho de no encontrar abejas muertas dentro y en los alrededores de la colmena lo que ha llevado a algunos investigadores a postular la teoría de la "posesión" por parte de un parásito, en este caso, las larvas de *Apocephalus borealis* (Brues, 1924) (Diptera: Phoridae), el cual podría tener la capacidad de modificar el comportamiento de *A. mellifera*, haciendo que, para favorecer su difusión, abandone la colmena en condiciones poco favorables, lo cual las llevaría a su muerte en zonas alejadas de la colonia.

Las campañas de difusión llevadas a cabo por Hafernik (2012) a fin de obtener apoyos económicos con los que llevar adelante sus estudios tuvieron un gran impacto mediático e hicieron que las redes sociales se llenasen de comentarios hablando de las "abejas poseídas", un término muy populista para definir un fenómeno bastante habitual en la naturaleza. En este artículo se pretende analizar el tema a fondo, a fin de separar la realidad de la ficción y establecer el impacto real de esta parasitación en el Síndrome de Despoblamiento de las Colonias.

Las apimiasis

Según Soler Cruz (2000), se denomina miasis al parasitismo producido por larvas de dípteros, denominándose apimiasis cuando el hospedador son las abejas. Así, en general, estos dípteros presentan varias formas en su ciclo biológico, un adulto alado, un huevo, una fase larvaria, que pasa por tres estadios, una fase vermiforme y una pupa. De tal modo que, adulto y pupa son fases de vida libre y sólo las larvas son parásitas. En este contexto, Skuhravá (2010) explica que las miasis pueden ser obligatorias o específicas e inespecíficas. En las miasis específicas, las larvas se nutren siempre de tejidos vivos, sin tener otro modo de vida que la invasión de éstos. Las miasis inespecíficas serán aquellas causadas por larvas que, generalmente, se alimentan de tejidos muertos, pero que en algunas ocasiones pueden llegar a parasitar organismos vivos y alimentarse de ellos.

Según Knutson y Murphy (1990), las abejas adultas pueden ser parasitadas por larvas de moscas de las familias Conopidae, Tachinidae, Calliphoridae y Sarcophagidae. Además, cada una de las familias Drosophilidae, Sarcophagidae y Phoridae incluye algunas especies cuyas larvas se alimentan de abejas muertas. Estos autores describen ya la presencia de larvas de algunas moscas jorobadas de la familia Phoridae que se alimentarían de larvas y prepupas de abejas.

Las abejas pueden ser parasitadas por seis especies conocidas de la familia Conopidae, tres de América, *Physocephala marginata* (Say, 1823), *Physocephala sagittaria* (Say, 1823) y *Zodion fulvifrons* (Say, 1823), y tres de Europa y Rusia, *Thecophora apivora* (Zimina, 1968), *Thecophora longirostris* (Lyneborg, 1962) y *Zodion notatum* (Meigen, 1804) (Knutson y Murphy, 1990). Se han descrito parasitaciones similares por especies no identificadas de esta misma familia en el continente africano (Lundie, 1965; Hüttinger, 1974). La familia Tachinidae es la otra gran familia del orden Diptera con larvas endoparásitas de insectos, algunas de cuyas especies son ampliamente utilizadas para el control biológico de plagas de escarabajos y otras clases de artrópodos. A pesar del amplio rango de huéspedes de la familia, *Rondanioestrus apivorus* es la única taquínida que se sabe que está asociada con las abejas melíferas. Ésta es, a su vez, la primera mosca descrita capaz de causar apimiasis (Villeneuve, 1916). Dentro de la familia Calliphoridae (moscardas o moscas de la carne), sólo se ha descrito una especie, en el género *Pollenia* (Robineau-Desvoidy, 1830), capaz de parasitar a las abejas de miel (Knutson y Murphy, 1990).

Con todo, las especies más significativas son las de la familia Sarcophagidae o moscas de la carne, siendo *Senotainia tricuspis* (Meigen, 1838) un conocido endoparásito de las abejas. *S. tricuspis* es una mosca común en toda Europa, Ucrania, Argelia, Túnez y Australia (Knutson y Murphy, 1990; Bermejo Orantes *et al.*, 1996). También se han descrito dos especies del género *Sarcophaga* (Meigen, 1826): *S. nigriventris* (Meigen y Ronna, 1936) y *S. sarrubea* (Wulp, 1895) (Knutson y Murphy, 1990).

Con respecto a la familia Phoridae, la especie *A. borealis* no es la primera descrita capaz de producir apimiasis ya que, según Ramírez (1984), al menos ocho especies de moscas jorobadas del género *Melaloncha* (Brues, 1904) son parásitos comunes de *A. mellifera* en los trópicos del continente americano y *Megaselia rufipes* (Meigen, 1804), también identificada como *Phora incrassata* (Meigen, 1830) y *Borophaga incrassata* (Meigen, 1830), ya fue clasificada como un parásito de la abeja en el siglo XIX. *Pseudohyocera kerteszi* (Enderlein, 1912) (= *P. nigrofascipes* Borgmeier y Schmitz, 1923) es también un depredador que se ha encontrado en colonias de abejas de México, Colombia y Brasil (Robinson, 1981; Reyes y Real, 1983). Las larvas de esta mosca se alimentan primeramente del polen almacenado en las celdillas por las abejas y, más tarde, cuando la densidad de población de moscas aumenta, o cuando la colonia de abejas se debilita como consecuencia de las inclemencias del tiempo, pasa a alimentarse de las larvas de abeja y de sus prepupas.

En Europa, dentro de las Phoridae saprofitas se encontrarían especies del género *Megaselia* (Rondani, 1856) (= *Aphiochaeta* (Schmitz, 1927), cuyas larvas se alimentan de una gran variedad de plantas y animales muertos o en descomposición, incluyendo abejas muertas (Knutson y Murphy, 1990). En fechas recientes, Dutto y Ferrazzi (2014) informan sobre la detección de *Megaselia rufipes* (Meigen, 1804) como "parasitoide facultativo" de *A. mellifera*. También García Fernández *et al.* (2010) denuncian por primera vez en España la presencia de estadios larvarios y adultos de la mosca necrófaga *Megaselia scalaris* (Loew, 1866) (Diptera: Phoridae) en cadáveres de abeja melífera y dan datos sobre su biología. El comportamiento de este fórido presenta similitudes sustanciales con el parasitismo descrito para el fórido *A. borealis* en los EE.UU. *A. borealis* pertenece al subgénero *Mesophora*, un grupo que contiene especies que parasitan distintos tipos de artrópodos (hormigas, avispas, escarabajos y arañas) pero no las abejas (Brown, 1993). En fechas recientes, Core *et al.* (2012) ya detectan en EE.UU. *A. borealis* en abejas de miel.

Prevalencia, evolución y daños sobre las colonias.

Las opiniones sobre los daños causados por estas apimiasis difieren entre diferentes fuentes de información. Las primeras referencias halladas en la bibliografía datan de la segunda mitad del siglo XX. Así, Simintzis y Fiasson (1951), en estudios efectuados con colonias fuertemente infestadas con *S. tricuspis*, no observaron ningún signo de anomalía, aunque no descartaban una posible despoblación tardía. Por su parte, Giordani (1955) dijo no observar ningún síntoma anormal en colonias con hasta un 80% de abejas parasitadas. En contrapartida, revisando la bibliografía observamos que a lo largo de los últimos años, de forma reiterada y en diferentes áreas del planeta, se han atribuido a las apimiasis daños considerables en los colmenares. Así, en España, los altos niveles de infestación por dípteros entre 1940-1950 son bien conocidos. En 1946 las larvas de dípteros afectaron al 90% de las colonias en la isla de Mallorca (Ramírez Gómez, 1949) y los apicultores atribuyeron a ello la muerte de las colonias. En fechas similares, en Ucrania se reportaron pérdidas del 73-78% de las colonias a causa de una plaga por *S. tricuspis* (Boiko, 1959). Bermejo Orantes *et al.* (1996), procedieron a efectuar un estudio en el sur de España a fin de establecer la incidencia de las apimiasis en dicha zona, obteniendo tasas medias de parasitación del 0,48%, muy bajas, y que no correlacionaban con el número de colmenas muertas. Esto les llevó a analizar el periodo 1984-1994, con respecto al periodo 1945-1953, ambos con altos índices de apimiasis, a fin de obtener una explicación a su resultado. Estos autores llegaron a la conclusión de que en ambos periodos se dieron similitudes climáticas (ambos fueron muy secos) que pudieron dar lugar a condiciones muy propicias para *S. tricuspis*, originando un incremento en su población y una mayor prevalencia de apimiasis en los colmenares. Esta observación coincide con la aportada por Jiménez Vaquero (2015), cuando indica que la incidencia de apimiasis está directamente relacionada con veranos especialmente cálidos, o con la de Haddad *et al.* (2015), que describe una mayor prevalencia en áreas cálidas y secas.

Algo similar ocurre con las infestaciones por *Pseudohyocera kerteszi* (Enderlein, 1912) y *Melaloncha ronnai* (Borgmeier, 1935) (Diptera: Phoridae). Según el informe emitido por Robinson (1981), en Colombia se atribuyó la muerte de las crías y la fuga de colonias y núcleos de abejas melíferas a la

infestación por el fórido *P. kerteszi* y Ronna (1936) reportó una alta mortalidad de las abejas europeas cerca de Río de Janeiro, en Brasil, como resultado de parasitismo por *M. ronnai*.

Con respecto a *A. borealis*, en un estudio llevado a cabo en abejorros, Otterstatter *et al.* (2002) pudieron comprobar que la prevalencia variaba dependiendo de la especie de abejorro, del sexo (los machos eran más susceptibles) y de si se trataba de abejorros colectores de polen o de néctar. También observaron que la prevalencia variaba en función del polen que recolectaban.

Por su parte, Core *et al.* (2012) comprobaron en abejas melíferas que las tasas internas de infección de colonias parasitadas variaban entre junio y diciembre, con una media del 25%, en un rango del 12% al 38%.

La teoría de las abejas poseídas y los mecanismos de posesión.

Esta teoría ha sido postulada por Hafernik (2012) tras aislar larvas de *A. borealis* en abejas capturadas en el campus de la Universidad Estatal de San Francisco, mientras volaban desorientadas, en plena noche, alrededor de una farola. Según esta teoría, las larvas de esta mosca parasitarían a *A. mellifera* y le inducirían fototaxia y desorientación, consiguiendo de este modo hacerlas salir de la colmena, incluso con condiciones climáticas adversas o en plena noche, deambulando erráticamente, siendo incapaces de regresar a la colmena y muriendo. Ello llevó a los trabajadores de la Universidad Estatal de San Francisco y el Museo de Historia Natural de Los Ángeles a desarrollar un proyecto científico titulado ZomBee_Watch (<https://www.zombeewatch.org>), para establecer la prevalencia de la parasitación en EE.UU., basado en la premisa de que, en caso de existir una infección por *A. borealis*, se desarrollará fototaxia y, por tanto, la presencia de infección en la colmena se podrá detectar colocando una trampa de luz cerca de la misma.

Dejando de lado expresiones más propias de la tradición popular que del ámbito científico, nos encontramos con que existen numerosas muestras de parásitos capaces de manipular el comportamiento de los animales hospedadores, a fin de favorecer su propagación, incluso a costa de su vida. Los científicos comenzaron a sospechar que los parásitos podían manipular a sus anfitriones a principios del siglo XX (Cram, 1931). En fechas posteriores han sido numerosos los casos descritos de manipulación del comportamiento del hospedador por parte de parásitos (Williams *et al.*, 2004; Thomas *et al.*, 2005; Tain *et al.*, 2006, 2007).

Tampoco es la primera vez que se habla de "posesión" en las abejas. Así, por ejemplo Croll (1966) describe haber visto como una abeja, infectada por el nematodo *Enoplus communis* (Bastian, 1865), volaba sobre una piscina y, cuando estaba a cerca de seis pies sobre ella, se lanzaba directamente al agua; momento en que el nemátodo hacía estallar a la abeja para salir nadando de ella. Un caso similar a éste es el descrito por Lefèvre *et al.* (2009) para el nemátodo *Spiniochordodes tellinii* (Camerano, 1888), cuyas larvas parasitan a grillos (Orthoptera: Gryllidae). Estas larvas se alimentan y crecen a expensas de su anfitrión para finalmente inducirlo a saltar al agua y ahogarse. Una vez en el agua, las larvas emergen, pasan a nemátodos adultos, se emparejan, se fecundan y pasan a nemátodos adultos que completarán después su ciclo vital. Al parecer estos nemátodos son capaces de inducir la producción de proteínas con actividad neurotransmisora y geotáctica, que actuarían modificando la respuesta del cuerpo a la gravedad (Thomas *et al.*, 2002).

Se han descrito también casos de manipulación por remodelación epigenética. Así, el baculovirus *Lymantria dispar nucleopoliedrovirus* (Baculoviridae: Alphabaculovirus) (Kuzio *et al.*, 1999) o LdMNPV manipula el comportamiento de la oruga de *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Lymantriidae) al alterar la expresión del gen baculovirus ecdisteroide uridina 5'-difosfato (UDP)-glucosiltransferasa (EGT), dando lugar a una geotaxia que hace que la oruga, en vez de esconderse en las grietas de la corteza de las encinas, suba a las hojas más altas, donde muere, se licua y libera millones de partículas infectadas de virus (Hoover *et al.*, 2011).

En el caso de *A. borealis* los investigadores postulan la generación de fototaxia (Hafernik, 2012) de forma similar al acantocéfalo *Pomphorhynchus laevis* (Müller, 1776) (Echinorhynchida: Pomphorhynchidae), que origina una reacción inversa a la luz en el anfípodo *Gammarus pulex* (Linnaeus,

1758) (Amphipoda: Gammaridae) mediante la alteración de la actividad serotoninérgica cerebral (Tain *et al.*, 2006).

Según los investigadores consultados se ha demostrado que los parásitos pueden originar, ya sea directa o indirectamente, una alteración en las concentraciones de hormonas y proteínas, induciendo cambios en la actividad de la serotonina, la dopamina, y/o otros neurotransmisores en el cerebro de sus anfitriones (Biron *et al.*, 2005; Tain *et al.*, 2007; Lefèvre *et al.*, 2009; Sánchez *et al.*, 2009; Poulin, 2010). En otras ocasiones son capaces de originar simples cambios en la osmolaridad de la hemolinfa del hospedador y en la concentración iónica (Williams *et al.*, 2004), siendo éstos los responsables de dichos cambios.

Ahora bien, Johnson *et al.* (2009) efectuaron un estudio para detectar cambios en la transcripción de genes ligados a la desintoxicación y al sistema inmunitario de las abejas, mediante técnicas de *microarrays*, a fin de detectar cambios genéticos que expliquen el Síndrome de Despoblamiento de las Colonias, y los ensayos no pudieron demostrar la existencia de dichos cambios. Estos autores únicamente observaron que en las áreas geográficas más afectadas, las abejas presentaban menos genes relacionados con procesos celulares básicos ligados a la función ribosomal y mitocondrial directamente relacionados con funciones metabólicas y detoxicantes; estas observaciones están en concordancia con lo indicado por Claudianos *et al.* (2006) que habían ya descrito bajos niveles en tres superfamilias que codifican enzimas de desintoxicación de xenobióticos, hormonas ecdisteroides y feromonas.

Poulin (2010) postula que quizá *A. borealis* manipula el comportamiento de las abejas de la miel cambiando el ritmo circadiano, su sensibilidad a la luz u otros aspectos de su fisiología a fin de adaptarse a la mosca, para así aumentar la aptitud del parásito.

Por su parte, Core *et al.* (2012) relacionan la fototaxia detectada en las abejas parasitadas por esta mosca con un desequilibrio hormonal en el cerebro de las abejas. Ambos autores parecen ir por la misma vía, ya que el ritmo circadiano está regido por la hormona melatonina o N-acetil-5-metoxitriptamina, la cual participa además en una gran variedad de procesos celulares, neuroendocrinos y neurofisiológicos, siendo capaz de interferir en la recepción de feromonas (Zipple y Goethals, 2012). A su vez la melatonina esta relacionada con la serotonina, la cual está directamente involucrada en procesos tales como la fototaxia (Migliori *et al.*, 2012).

Discusión

En primer lugar, cabe decir que en torno al fenómeno de las abejas "poseídas" se ha generado una expectación injustificada ligada al despliegue mediático. El cambio del comportamiento como causa de una parasitación es algo habitual en la naturaleza y conocido desde hace ya mucho tiempo.

En base al estudio llevado a cabo por Bermejo Orantes *et al.* (1996), puede decirse que, por lo general, aunque la presencia de larvas de moscas es habitual, alcanzando a un 40% (n = 35) de las colmenas examinadas, la repercusión de las apimiasis sobre las colonias es baja (0,48% de prevalencia). Con todo, las apimiasis no pueden ser descartadas como causa de despoblamiento de las colonias, ya que a lo largo de la historia, en periodos con largas sequias, se han descrito casos de plagas por *S. tricuspis* que han afectado seriamente a los colmenares (Ramírez Gómez, 1949; Bermejo Orantes *et al.*, 1996; Jiménez Vaquero, 2015). Con respecto a *A. borealis*, tampoco puede ser descartada, ya que se sabe que otras fóridas son endoparásitas o endoparásitas inespecíficas, afectando a las colonias de abejas cuando las condiciones ambientales les son adversas. Así, ciertas fóridas del género *Pseudohyocera* (Malloch, 1912) y *Melaloncha* son capaces de causar la muerte o fuga de colonias de abejas (Ronna, 1936; Robinson, 1981; Knutson y Murphy, 1990).

Es cierto que hasta fechas recientes no se había descrito la presencia de *A. borealis* o de *Megaselia* spp., pero en base a la información disponible hasta la fecha, no es posible decir que dicha parasitosis sea una parasitosis emergente ni una nueva parasitosis, ya que el parasitismo por larvas de

dípteros de la familia Phoridae está antiguamente descrito. Cabe pues suponer que las larvas de estas moscas son endoparásitas inespecíficas, dependientes de una alta densidad de la población de moscas y/o una escasez de alimento para las mismas, en confluencia con colonias de abejas debilitadas a causa de las inclemencias del tiempo, de enfermedades o de envenenamiento. En todo caso, casi siempre es posible establecer una relación entre la presencia de plagas de moscas, debilidad de colmenas y condiciones climáticas. La detección de estas apimiasis podría también haberse hecho visible como consecuencia de una disminución significativa en la población de abejorros y otros huéspedes más habituales.

Con respecto a la capacidad de *A. borealis* de modificar el comportamiento del huésped, cabe decir que ésta no es la primera vez que se postula, pues ya con anterioridad se había planteado la posibilidad de que indujesen a los abejorros a recolectar polen, lugar de acción de la fórida, en vez de néctar, a fin de favorecer su difusión, hecho que fue descartado por Otterstatter *et al.* (2002).

Por su parte, Rueppell *et al.* (2010) postulan que el comportamiento de las abejas no es originado por una manipulación externa del comportamiento, sino que es consecuencia de la propia parasitación, que pasaría a ser el factor estresante que induciría a éstas a abandonar altruistamente sus colmenas para reducir el riesgo del resto de abejas. Richard *et al.* (2008) postulan una teoría según la cual las abejas podrían ser capaces de detectar a las abejas parasitadas, debido a los cambios conductuales o fisiológicos asociados con el parasitismo, procediendo a expulsarlas de la colmena.

En todo caso, analizada la información hallada, comprobamos que la modificación del comportamiento por *A. borealis* es posible, pero que no existe ninguna prueba concluyente que lo demuestre. Se comprueba que las modificaciones del comportamiento generadas con fines de propagación siguen un patrón definido que no se cumple en este caso. La mosca, por su capacidad de volar, es capaz de diseminarse por sus propios medios, por lo que no precisa inducir comportamientos anormales que lleven a la abeja a abandonar la colmena a fin de diseminar la plaga. Así, por ejemplo, se ha comprobado que las infecciones por moscas del género *Melaloncha*, aunque también se realicen en algunas flores visitadas por las abejas, se llevan a cabo principalmente en los alrededores de las colmenas, donde persiguen, atacan y ovopositan a las abejas (Ramírez, 1984). Según Otterstatter *et al.* (2002), es muy probable que la infección por conopídeas y fóridas se lleve a cabo en las flores, aunque se sabe que *A. borealis* puede invadir los nidos de avispa ovopositando en las celdillas del panal (Brown, 1993). La fototaxia tampoco es necesaria para este fin ya que *A. borealis* no precisa que las abejas salgan en la noche o se dirijan a un punto de luz para facilitar su propagación. *A. borealis* no precisa que las abejas sean cazadas, ni que se dirijan a un punto o entorno diferente al que les es propio. Así pues, es posible postular que ambos comportamientos son una consecuencia de la patología que aceleran su muerte, pero no un efecto destinado a su propagación. Por otra parte, aunque a fecha de hoy el proyecto ZomBee_Watch no se ha finalizado, ha permitido ya deducir que no todas las abejas atraídas por la luz están infectadas.

Los análisis proteómicos llevados a cabo en abejas apuntan también en esta vía, al no haberse detectado cambios genómicos entre abejas afectadas por el Síndrome de Despoblamiento de las Colonias y abejas no afectadas (Johnson *et al.*, 2009). En todo caso, no podemos dejar de lado el hecho de que los traumas o simples cambios en la osmolaridad de la hemolinfa del hospedador y en la concentración iónica (Williams *et al.*, 2004), son capaces de originar una alteración en las concentraciones de hormonas y proteínas, induciendo cambios en la actividad de la serotonina, la dopamina, y/o otros neurotransmisores en el cerebro de sus anfitriones (Tain *et al.*, 2007; Poulin, 2010), lo cual permite no estar a favor de la teoría de la posesión y coincidir con dichos autores en que dichas abejas podrían tener alterado el ciclo circadiano y/o los niveles de feromonas, pudiendo desarrollar fototaxia, ya que todos ellos están directamente relacionados con los niveles de serotonina, y explicaría que las abejas parasitadas se muestren desorientadas, saliendo de la colmena incluso con condiciones adversas o de noche y que en este caso se dirijan a un punto de luz.

En otro contexto, cabe decir que la información hallada tampoco permite establecer una relación directa entre las apimiasis y el Síndrome de Despoblamiento de las Colonias, ya que todas las apimiasis

referenciadas se caracterizan porque, cuando se presentan, son detectables por la presencia de abejas muertas en diferentes estados (decapitadas, con larvas o secas y vacías), lo cual se contrapone a uno de los aspectos más relevantes del Síndrome de Despoblamiento de las Colonias, como es la ausencia de abejas muertas en la colmena y sus alrededores.

En todo caso, sí parece probable que las apimiasis estén implicadas en la propagación de los agentes patógenos responsables del Síndrome de Despoblamiento de las Colonias, ya que tanto dentro del cuerpo de las abejas infectadas por *A. borealis*, como en las propias moscas y sus larvas, se ha detectado la presencia de dos parásitos conocidos por tener efectos adversos en *A. mellifera*, el hongo microsporidio *Nosema ceranae* (Fries *et al.*, 1996) (Dissociodihaplophasida: Nosematidae) y el *iflavirus* DWN (Fujiyuki *et al.*, 2004) (Picornavirales: Iflavirusidae) o *iflavirus* de las alas deformadas. En este caso, la mosca podría ser un agente transmisor de estos patógenos (Chen *et al.*, 2006; Core *et al.*, 2012; Khattab y El-Hosseney, 2014), lo cual podría extrapolarse al resto de moscas parásitas. Tengamos en cuenta que la vectorización de las infecciones por microsporidios a través de la oviposición ha sido ya descrita en otros casos de himenópteros parásitos (Brooks, 1993; Becnel y Andreadis, 1999; Core *et al.*, 2012) y que, según Plischuk *et al.* (2009), *N. ceranae* ha sido también aislado en *A. borealis* y en abejorros, lo cual sugiere un intercambio de patógenos entre las abejas y los abejorros.

Otro punto a considerar, y sobre el que apenas es posible encontrar información, es el que hace referencia a la predilección de *A. borealis* por parasitar machos y obreras dedicadas a la recolección de polen sobre aquellas que recolectan néctar o la variabilidad en la prevalencia de la parasitación en función del polen que recolectaban pues, de ser cierto, indicaría que el riesgo de infección dependería del comportamiento alimentario y de las especies de flores visitadas, lo cual permitiría hipotetizar una preferencia floral de *A. borealis* (Otterstatter *et al.*, 2002).

Conclusiones

En base a la información hallada es posible sugerir que las apimiasis pueden ser causa de despoblamiento y muerte de las colmenas, pero que no serán la causa principal del Síndrome de Despoblamiento de las Colmenas, ya que en este caso sí es posible detectar abejas muertas dentro y/o en los alrededores de la colmena. Tampoco puede afirmarse que la apimiasis por *A. borealis* o *Megaselia*, sean parasitosis emergentes, ni nuevas parasitosis, encuadrándose más bien dentro de las endoparasitosis inespecíficas, pudiendo establecer una relación entre la presencia de plagas de moscas, debilidad de colmenas y condiciones climáticas. No se han hallado referencias al respecto, pero podría postularse la existencia de una relación entre la detección de estas apimiasis y la significativa disminución en la población de abejorros y otros huéspedes más habituales.

Tampoco es posible afirmar que las larvas de moscas de *A. borealis* o de otras especies actúen sobre el huésped dando lugar a una modificación del comportamiento con fines de propagación, pero se puede postular que los cambios del comportamiento pueden ser una consecuencia de la patología, la cual podría originar una alteración a nivel de serotonina y/o de otros neurotransmisores, como consecuencia del trauma o del expolio de su hemolinfa, lo cual explicaría la aparición de fototaxia y la posible alteración del ciclo circadiano y/o de los niveles de feromonas.

Sí parece probable que las apimiasis estén implicadas en la propagación de agentes patógenos, tales como *N. ceranae* y el virus de las alas deformadas, los cuales se han relacionado de forma directa con el Síndrome de Despoblamiento de las Colmenas, por lo que el control de las mismas deberá ser tenido en cuenta si se quiere reducir la incidencia del mismo.

Por otra parte, aunque la infección suele ocurrir en los alrededores del colmenar, el riesgo de infección y aparición de apimiasis parece presentar una relación directa con el comportamiento alimentario y con las especies de flores visitadas, por lo que el conocimiento de la flora en el entorno de la colmena podría de ser ayuda en este control. Se sabe que las moscas del género *Melaloncha* sienten preferencia por flores de *Cupania vernalis* (Sapindaceae), *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae) y de algunas

especies de *Tithonia* (Asteraceae), plantas que suelen florecer en otoño en las zonas de Costa Rica y Brasil (Ramírez, 1984). En Europa, los picos de parasitación se presentan en primavera y en otoño, pero no se han hallado referencias sobre la preferencia de las moscas aquí referenciadas con respecto a las flores que visitan.

Bibliografía

- Becnel, J.J. y Andreadis, T.G. 1999. *Microsporidia in insects*, pp. 447-501. En: Wittner, M. y Weiss, L.M. (eds.). *The Microsporidia and Microsporidiosis*. American Society of Microbiology Press, Washington, DC.
- Bermejo Orantes, F.J.; González Megías, A. y García Fernández, P. 1996. Prevalence of parasitization by Diptera in *Apis mellifera* L. in southern Spain. *Apidologie*, **27**: 467-471.
- Biron, D.G.; Marché, L.; Ponton, F.; Loxdale, H.D.; Galéotti, N.; Renault, L.; Joly, C. y Thomas, F. 2005. Behavioural manipulation in a grasshopper harbouring hairworm: a proteomics approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**(1577): 2117-2126.
- Blanchard, P.; Schurr, F.; Celle, O.; Cougoule, N.; Drajnudel, P.; Thiéry, R. y Ribiere, M. 2008. First detection of Israeli acute paralysis virus (IAPV) in France, a dicistrovirus affecting honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Invertebrate Pathology*, **93**(3): 358-350.
- Boiko, A.K. 1959. Methods of controlling *Senotainia* infestation of bees. *Pchelovodstvo*, **3**: 40-45.
- Brooks, W.M. 1993. *Host-parasitoid-pathogen interactions*, pp. 231-272. En: Beckage, N.E.; Thompson, S.N. y Federici, B.A. (eds.). *Parasites and Pathogens of Insects* Vol. 2: Pathogens. Academic Press, San Diego, CA.
- Brown, B.V. 1993. Taxonomy and preliminary phylogeny of the parasitic genus *Apocephalus*, subgenus *Mesophora* (Diptera: Phoridae). *Systematic Entomology*, **18**: 191-230.
- Chen, Y.P.; Pettis, J.S.; Collins, A. y Feldlaufer, M.F. 2006. Prevalence and transmisión of honeybee viruses. *Applied and Experimental Microbiology*, **72**(1): 606-611.
- Claudianos, C.; Ranson, H.; Johnson, R.M.; Biswas, S.; Schuler, M.A.; Berenbaum, M.R. y Oakeshott, J.G. 2006. A deficit of detoxification enzymes: pesticide sensitivity and environmental response in the honeybee. *Insect Molecular Biology*, **15**(5): 615-636.
- Core, A.; Runckel, C.; Ivers, J.; Quock, C.; Siapno, T.; De Nault, S.; Brown, B.; De Risi, J.; Smith, C. y Hafernik, J. 2012. A new threat to honey bees, the parasitic phorid fly *Apocephalus borealis*. *PLoS ONE* [en línea], **7**(1) [consulta: nov'2016]. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3250467/>
- Cram, E.R. 1931. *Developmental stages of some nematodes of the Spiruroidea parasitic in poultry and game birds*. USDA Technical Bulletin No. **227**, U.S. Department of Agriculture, Beltsville, MD.
- Croll, N.A. 1966. The phototactic response and spectral sensitivity of *Chroviadorina viridis* (Nematoda, Chromadorida) with a note on the nature of the paired pigment spots. *Nematologic*, **12**(4): 610-614.
- Di Prisco, G.; Pennacchio, F.; Caprio, E.; Boncristiani, H.F.; Evans, J.D. y Chen, Y. 2011. *Varroa destructor* is an effective vector of Israeli acute paralysis virus in the honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of General Virology*, **92**(1): 151-155.
- Dutto, M. y Ferrazzi, P. 2014. *Megaselia rufipes* (Diptera: Phoridae): a new cause of facultative parasitoidism in *Apis mellifera*. *Journal of Apicultural Research*, **3**(1): 141-145.
- Farooqui, T. 2013. A potential link among biogenic amines-based pesticides, learning and memory, and colony collapse disorder: a unique hypothesis. *Neurochemistry International*, **62**: 122-136.
- Fries, I.; Feng, F.; da Silva, A.; Slemenda, S.B. y Pieniazek, N.J. 1996. *Nosema ceranae* n. sp. (Microspora, Nosematidae), morphological and molecular characterization of a microsporidian parasite of the Asian honey bee *Apis cerana* (Hymenoptera, Apidae). *European Journal of Protistology*, **32**(3): 356-365.

- Fujiyuki T.; Takeuchi, H.; Ono, M.; Ohka, S.; Sasaki, T.; Nomoto, A. y Kubo, T. 2004. Novel insect picorna-like virus identified in the brains of aggressive worker honeybees. *Journal of Virology*, **78**: 1093-1100.
- García Fernández, P.; Santiago Álvarez, C. y Quesada Moraga, E. 2010. Primera cita de *Megaselia scalaris* (Loew, 1866) (Diptera: Phoridae) en *Apis mellifera iberiensis*. *Revista Ibero-Latinoamericana de Parasitología*, **69**(1): 72-76.
- Giordani, G. 1955. Contributo alla conoscenza della *Senotainia tricuspis* Meig, dittero sarcófagide, endoparassita dell'ape domestica. *Bolletino dell'Istituto di Entomologia della Universita de Bologna*, **21**: 61-84.
- Haddad, N.Z.; Nouredine, A.; Wahida, L.; Shebl, M. y Albada, I.M. 2015. Presence and infestation rate of *Senotainia tricuspis* (Meigen) (Diptera, Sarcophagidae) on honey bees in the Mediterranean Region. *Journal of Apicultural Research*, **2**: 1-2.
- Hafernik, J. 2012. *Fligh of the living death*. En: TEDx Talks [en línea]. USA. [consulta: nov'2016]. Disponible en: https://www.youtube.com/watch?v=BWl_1vrSxMc
- Henry, M.; Béguin, M.; Requier, F.; Rollin, O.; Odoux, J.F.; Aupinel, P. y Decourtye, A. 2012. A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*, **336**(6079): 348-350.
- Hoover, K.; Grove, M.; Gardner, M.; Hughes, D.P.; McNeil, J. y Slavicek, J. 2011. A gene for an extended phenotype. *Science*, **333**: 1401.
- Hüttinger, E. 1974. Little attention paid to *Conopidae* (Diptera, Insecta) as parasites of honey bees. *Bienenvater*, **95**: 102-103.
- Jiménez Vaquero, E.M. 2015. *UF2011 - Actividades sanitarias en las colmenas*. Ediciones Paraninfo, S.A.
- Johnson, R.M.; Evans, J.; Robinson, G.E. y Berenbaum, M.R. 2009. Changes in transcript abundance relating to colony collapse disorder in honey bees (*Apis mellifera*). *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **106**: 14790-14795.
- Khattab, M.M. y El-Hosseny, E.N. 2014. The first records of the parasite zombie fly (*Apocephalus borealis* Brues) on honeybee, *Apis mellifera* in Egypt. *International Journal of Agricultural Science and Research*, **4**(6): 37-42.
- Knutson, L.V. y Murphy, W.L. 1990. Chapter 8. *Insects: Diptera (Flies)*, pp. 474-482. En: Morse, R.A. y Nowogrodzki, R. (eds.). *Honey bee pests, predators, and diseases*. 2ª ed. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press.
- Kuzio, J.; Pearson, M.N.; Harwood, S.H.; Funk, C.J.; Evans, J.T.; Slavicek, J.M. & Rohrmann, G.F. 1999. Sequence and analysis of the genome of a baculovirus pathogenic for *Lymantria dispar*. *Virology*, **253**: 17-34.
- Lefèvre, T.; Adamo, S.A.; Biron, D.G.; Misse, D.; Hughes, D. y Thomas, F. 2009. Invasion of the body snatchers: the diversity and evolution of manipulative strategies in host-parasite interactions. *Advances in Parasitology*, **68**: 45-83.
- Lundie, A.E. 1965. A Conopid parasite of the Honey-bee discovered. *South African Bee Journal*, **37**(5): 14.
- Migliori, M.L.; Romanowski, A.; Simonetta, S.H.; Valdez, D.; Guido, M. y Golombek, D.A. 2012. Daily variation in melatonin synthesis and arylalkylamine N-acetyltransferase activity in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Journal of Pineal Research*, **53**(1): 38-46.
- Nazzi, F.; Brown, S.P.; Annoscia, D.; Del Piccolo, F.; Di Prisco, G.; Varricchio, P. y Pennacchio, F. 2012. Synergistic parasite-pathogen interactions mediated by host immunity can drive the collapse of honeybee colonies. *PLoS Pathogens* [en línea], **8**(6). [consulta: nov'2016]. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.ppat.1002735>
- Oldroyd, B.P. 2007. What's killing American honey bees? *PLoS Biology* [en línea], **5**(6). [consulta: nov'2016]. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.0050168>
- Otterstatter, M.C.; Whidden, T.L. y Owen, R.E. 2002. Contrasting frequencies of parasitism and host mortality among phorid and conopid parasitoids of Humble-bees. *Ecological Entomology*, **27**(2): 229-237.
- Plischuk, S.; Martín-Hernández, R.; Prieto, L.; Lucia, M.; Botias, C.; Meana, A.; Abrahamovich, A.H.; Leage C. y Higes, M. 2009. South American native bumblebees (Hymenoptera: Apidae) infected by *Nosema ceranae* (Microsporidia), an emerging pathogen of honeybees (*Apis mellifera*). *Environmental Microbiology Reports*, **1**(2): 131-135.

- Poulin, R. 2010. Parasite manipulation of host behavior: an update and frequently asked question. *Advances in the Study of Behaviour*, **41**: 151-186.
- Ramírez, W. 1984. Biología del género *Melaloncha* (Phoridae) moscas parasitoides de la abeja doméstica (*Apis mellifera* L.) en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, **32**(1): 25-28.
- Ramírez Gómez, C. 1949. Nota del hallazgo de *Acarapis woodi* en la isla de Mallorca. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **47**: 611-618.
- Reyes, F. y Real, M. 1983. A new record of *Pseudohyocera*-Kerteszi, a pest of honey bees in Mexico. *American Bee Journal*, **123**(2): 119-120.
- Richard, F.J.; Aubert, A. y Grozinger, C.M. 2008. Modulation of social interactions by immune stimulation in honey bee, *Apis mellifera*, workers. *BMC Biology* [en línea], **6**: 50. [consultado en: nov'2016]. Disponible en: <http://bmcbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1741-7007-6-50>
- Robinson, G.E. 1981. *Pseudohyocera kerteszi* (Enderlein) (Diptera: Phoridae), a pest of the honey bee. *The Florida Entomologist*, **64**(3): 456-457.
- Ronna, A. 1936. Observações biológicas sobre dois dípteros parasitas de *Apis mellifica* [sic] L. (Dipt. Phoridae, Sarcophagidae). *Revista de Entomologia*, **6**: 1-9.
- Rueppell, O.; Hayworth, M.K. y Ross, N.P. 2010. Altruistic self-removal of health-compromised honey bee workers from their hive. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**(7): 1538-1546.
- Sánchez, M.I.; Thomas, F.; Perrot-Minnot, M.J.; Biron, D.G.; Bertrand-Michel, J. y Missé, D. 2009. Neurological and physiological disorders in *Artemia* harboring manipulative cestodes. *Journal of Parasitology*, **95**(1): 20-24.
- Simintzis, G y Fiasson, S. 1951. *Senotainia tricuspis* Meid., larval parasite of the adult bee (*Apis mellifica*). *Comptes rendus des séances de la Société de biologie et de ses filiales*. 1950, **144**(11-12): 863-865.
- Skuhravá, M. 2010. Alien terrestrial arthropods of Europe. Diptera. Chapter 10. *BioRisk*, **4**(2): 553-602.
- Soler Cruz, M. 2000. El estudio de las miasis en España durante los últimos cien años. *Ars Pharmaceutica*, **41**(1): 19-26.
- Tain, L.; Perrot-Minnot, M.J. y Cézilly, F. 2006. Altered host behaviour and brain serotonergic activity caused by acanthocephalans: evidence for specificity. *Proceedings of the Royal Society of Biology*, **273**: 3039-3045.
- Tain, L.; Perrot-Minnot, M.J. y Cézilly, F. 2007. Differential influence of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) on brain serotonergic activity in two congeneric host species. *Biology Letters*, **3**: 68-71.
- Thomas, F.; Schmidt-Rhaesa, A.; Martin, G.; Manu, C.; Durand, P. y Renaud, F. 2002. Do hairworms (Nematomorpha) manipulate the water seeking behaviour of their terrestrial hosts? *Journal of Evolutionary Biology*, **15**: 356-361.
- Thomas, F.; Adamo, S. y Moore, J. 2005. Parasitic manipulation: where are we and where should we go? *Behavioural Processes*, **68**: 185-199.
- Villeneuve, J. 1916. A new species of tachino-oestrid from South Africa. *Annals of the South African Museum*, **15**: 465-468.
- Williams, C.; Poulin, R. y Sinclair, B. 2004. Increased haemolymph osmolality suggests a new route for behavioural manipulation of *Talorchestia quoyana* (Amphipoda: Talitridae) by its mermithid parasite. *Ecology*, **18**: 685-691.
- Zipple, M. y Goethals, S. 2012. Effect of Melatonin on Trail Following Pheromone Reception in *Reticulitermes flavipes*. *The Journal of Experimental Secondary Science* [en línea], **1**(4) [consultado en nov'2016]. Disponible en: <http://www.jes2s.com/pdfs/termites.pdf>